Cryptogamie, Mycol. 1988, 9 (3) : 211-219

RÔLE DES HORMONES FONGIQUES DANS L'ASSOCIATION ECTOMYCORHIZIENNE

par Gilles GAY*

RÉSUMÉ — L'aptitude des champignons ectomycorhiziens à libérer des hormones ainsi que le rôle de ces substances dans l'établissement et le maintien de l'association symbiotique sont précisés dans cet exposé. La plupart des champignons ectomycorhiziens libèrent de l'acide indole-3-acétique (AIA) lorsqu'ils sont cultivés en présence d'un précurseur, le tryptophane. L'AIA d'origine fongique est en grande partie responsable de l'hyperramification caractéristique des systèmes racinaires portant des mycorhizes. Outre son effet rhizogène, ce métabolite pourrait affecter la perméabilité membranaire des cellules de la racine hôte, le fonctionnement de leur génome ainsi que la mise en place de leur paroi.

Certains champignons ectomycorhiziens libèrent aussi des gibbérellines, des cytokinines ou de l'éthylène. L'aptitude à produire ces métabolites n'a toutefois été observée que pour un nombre limité de champignons et leur rôle dans l'association symbiotique est encore mal connu.

SUMMARY — The capability of ectomycorrhizal fungi to release hormones and the function of these metabolites in the ectomycorrhizal symbiosis are reviewed. Most ectomycorrhizal fungi release indole-3-acetic (IAA) when cultivated in the presence of a precursor containing the indole ring (e.g. tryptophan). Fungal IAA enhances branching of the invaded root systems and is mainly responsible for the typical morphology of ectomycorrhizas. Moreover, IAA released by ectomycorrhizal fungi is symbiotic association might affect the permeability of host cells. It might also modify genome transcription and translation and induce an impaired host cell wall organisation.

Some ectomycorrhizal fungi also release gibberellins, cytokinins or ethylene. As yet, this capability has been detected in a limited number of fungi. Hence, the function of these metabolites in the ectomycorrhizal symbiosis has never been studied in depth.

MOTS CLÉS : mycorhize, champignon, acide indole-3-acétique, cytokinine, éthylène, hormone.

ABRÉVIATIONS : AIA : Acide indole-3-acétique, AIB : Acide indole-3-butyrique, AIP : acide indole-3-propionique, ANA : acide naphtalène acétique.

---

* Université Claude-Bernard Lyon 1, Institut de Chimie et de Biologie Moléculaires et Cellulaires, Unité de Mycologie associée au CNRS (UA 1127), Bâtiment 405, 43 Boulevard du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne Cedex.

INTRODUCTION

L'association ectomycorhizienne est une symbiose racinaire faisant intervenir deux partenaires, une plante supérieure et un champignon. Cette association symbiotique concerne surtout les essences forestières des zones tempérées. Le champignon, en général un basidiomycète ou un ascomycète, envahit principalement les racines absorbantes de l'arbre qui sont transformées en ectomycorhizes. Celles-ci sont caractérisées par l'absence de poils absorbants et par la présence d'un manchon mycélien pseudo-parenchymateux qui entoure totalement la racine : c'est le manteau fongique. A partir de la zone interne du manteau, des hyphes s'insinuent entre les cellules du parenchyme cortical de la racine hôte où elles forment un réseau très dense appelé réseau de HARTIG, mais elles ne pénètrent jamais à l'intérieur des cellules de l'hôte. Sous l'influence du champignon, les systèmes racinaires colonisés émettent de nombreuses ramifications qui sont elles aussi transformées en mycorhizes. Cette stimulation par le champignon de l'activité rhizogène de la plante est à l'origine de l'hyperramification caractéristique des systèmes racinaires colonisés par des champignons ectomycorhiziens.

L'effet bénéfique de l'association ectomycorhizienne sur la croissance et la nutrition minérale de la plante hôte a été mis en évidence par HATCH dès 1937. Depuis cette date, de nombreux auteurs (cf. HARLEY, 1969; HARLEY & SMITH, 1983; GIANINAZZI & al., 1982; GIANINAZZI-PEARSON & GIANINAZZI, 1986) ont montré que l'infection ectomycorhizienne stimule l'absorption des éléments minéraux (principalement l'azote et le phosphore) et leur intégration dans le métabolisme de la plante. L'association symbiotique est de même bénéfique pour les champignons mycorhiziens. Ceux-ci ont en général une aptitude très faible à dégrader la cellulose ou les composés pectiques. Ils trouvent donc dans les exsudats racinaires de la plante hôte les hydrates de carbone simples dont ils ont besoin. De nombreux autres composés organiques (acides aminés, vitamines, etc...) contenus dans les exsudats racinaires sont également utilisés par les champignons, certains d'entre eux étant probablement indispensables au déroulement complet de leur cycle et notamment de leur fructification (MELIN, 1963; DEBAUD & GAY, 1987).

Les aspects nutritionnels de l'association ectomycorhizienne ont fait l'objet de nombreuses études physiologiques et biochimiques et sont maintenant relativement bien compris. Par contre, les mécanismes impliqués dans l'établissement et le maintien de l'association symbiotique ont été peu étudiés. Les métabolites fongiques susceptibles d'intervenir à ce niveau sont, soit des substances impliquées dans les phénomènes de reconnaissance entre les deux partenaires, soit des composés ayant un rôle de régulateur de croissance ou exerçant une action de type hormonal sur le développement des tissus de l'hôte. Des substances affectant la libération de métabolites par les cellules de l'hôte ou permettant aux champignons mycorhiziens d'être compétitifs vis-à-vis des saprophytes ou des pathogènes pourraient aussi être impliquées. Parmi ces différentes substances, les hormones ont été les plus étudiées. Certains champignons ectomyco-

rhiziens en culture pure libèrent en effet des cytokinines, des gibbérellines ou de l'éthylène. La production de ces métabolites, qui pourraient intervenir dans certaines séquences morphogénétiques de l'établissement de l'association symbiotique, n'a toutefois été observée que pour un nombre limité de champignons. Par contre, pratiquement tous les champignons ectomycorhiziens libèrent de l'auxine ou acide indole-3-acétique (AIA) lorsqu'ils sont cultivés en présence de tryptophane.

C'est pourquoi l'aptitude des champignons ectomycorhiziens à produire des hormones et notamment de l'AIA a tout d'abord été précisée dans ce travail. Le rôle de ces métabolites dans l'établissement et le maintien de l'association symbiotique a ensuite été envisagé à la lumière des connaissances actuelles concernant le mode d'action des hormones et leur influence sur la croissance des végétaux supérieurs.

PRODUCTION ET RÔLE DE L'AIA FONGIQUE DANS L'ASSOCIATION ECTOMYCORHIZIENNE

Le rôle de l'AIA en tant que médiateur de l'activité mycorhizogène des champignons a été étudié à la suite des travaux de Mc DOUGALL & DUFRENOY (1944) mettant en évidence l'hyperauxinie des ectomycorhizes. Ce métabolite peut être produit par de nombreux microorganismes, qu'il s'agisse de bactéries ou de champignons. Il n'est donc pas surprenant de constater que pratiquement tous les champignons ectomycorhiziens libèrent de l'AIA lorsqu'ils sont cultivés en présence d'un précurseur de l'auxine, le tryptophane (MOSER, 1959; ULRICH, 1960; HORAK, 1963, 1964; TOMASZEWSKI & WOJCIECHOWSKA, 1975; STRZELCZYK & al., 1977; GAY & al., 1982; EK & al., 1983; ROUILLON & al., 1986). Cette production nécessite le plus souvent un apport de quantités importantes de précurseurs contenant le noyau indole. Elle est extrêmement dépendante des conditions de culture (GAY, 1986, 1987), de l'espèce fongique et même de la souche étudiée (GAY & DEBAUD, 1987).

SLANKIS fut le premier à étudier le rôle de l'auxine fongique dans les ectomycorhizes. Il a notamment montré (1948) que des racines excisées de pin, cultivées en présence de *Suillus luteus* ou de *Suillus variegatus*, forment de nombreuses racines latérales courtes présentant la morphologie caractéristique des ectomycorhizes : elles sont en effet dépourvues de poils absorbants, renflées et ramifiées dichotomiquement. Les filtrats de culture de ces champignons produisent le même effet, ce qui conduit SLANKIS à considérer que des régulateurs de croissance sont libérés dans le milieu de culture par le champignon et qu'ils affectent la croissance des racines de pin. En effet, différentes auxines (AIA, AIB, AIP, ANA) ont des effets similaires à ceux des filtrats de culture et peuvent provoquer les modifications morphologiques caractéristiques des ectomycorhizes (SLANKIS, 1949, 1950, 1951). Selon cet auteur, la production d'AIA par le champignon serait donc indispensable à l'établissement et au maintien de l'association symbiotique. Il a noté à ce propos (SLANKIS, 1967)

qu'une augmentation de la teneur en azote des milieux de culture empêche la formation des mycorhizes de pin et provoque la disparition des mycorhizes préexistantes. Il a établi un parallèle entre cette observation et le fait qu'un apport d'azote inhibe la production d'AIA par des champignons mycorhiziens en culture pure (MOSER, 1959). Ce rapprochement l'a amené à conclure que l'inhibition de la synthèse d'AIA fongique par de fortes teneurs en azote pourrait être responsable de l'absence fréquente de mycorhizes sur des sols riches en cet élément. Cette hypothèse, qui n'a pas reçu de preuve expérimentale directe, constitue l'une des rares tentatives d'explication de l'influence des facteurs du milieu sur l'établissement de l'association symbiotique. Les résultats sur lesquels elle est basée sont cependant difficiles à comparer car ils concernent des champignons différents, cultivés dans des conditions elles aussi différentes.

L'hypothèse de SLANKIS (1967) concernant le rôle de l'AIA fongique dans l'association ectomycorhizienne a été contestée par RITTER (1968). Le fait que la production d'AIA par les champignons mycorhiziens en culture pure soit toujours faible et nécessite de fortes quantités de précurseur (tryptophane ou composés contenant le noyau indole) ■ conduit cet auteur à considérer que, dans la mycorhize, l'AIA fongique n'est pas produit en quantité suffisante pour affecter la physiologie de la racine hôte. L'exemple du champignon ectomycorhizien *Hebeloma hiemale* montre qu'il est difficile d'extrapoler à la mycorhize les résultats obtenus avec un champignon en culture pure (GAY, 1987). En effet, l'action rhizogène de *H. hiemale* sur des microboutures de *Pinus halepensis* est maximale en présence de concentrations très faibles en tryptophane (comparables à celles des exsudats racinaires des plantes hôtes), bien que de telles concentrations ne permettent qu'une production d'AIA à peine décelable par ce champignon en culture pure. Ceci montre que le faible taux de conversion du tryptophane en AIA par le champignon en culture pure ne signifie pas, comme le pensait RITTER (1968), que le champignon soit incapable de produire dans la mycorhize des quantités d'AIA physiologiquement actives.

De plus, les champignons mycorhiziens ont une croissance mycélienne lente et sont généralement cultivés sur des milieux riches en glucose, azote et phosphore. Ces milieux, favorables au métabolisme primaire du champignon, permettent une bonne croissance mycélienne mais conduisent à une forte sous-estimation du métabolisme secondaire du champignon et notamment de son aptitude à produire de l'AIA (GAY, 1986, 1987). La production d'AIA fongique est en effet d'autant plus importante que les conditions de culture sont défavorables à la croissance mycélienne. Cette observation va dans le sens de l'hypothèse de SLANKIS (1973) selon laquelle l'absence de mycorhizes sur des sols riches en éléments nutritifs serait due à l'inhibition de la synthèse d'auxine fongique. L'étude du couple symbiotique *Hebeloma hiemale X Pinus halepensis* montre à ce propos que les concentrations en azote et en phosphore des milieux de culture affectent dans le même sens l'aptitude du champignon à produire de l'AIA et sa capacité à stimuler l'activité rhizogène de la plante hôte. Ceci indique que les variations de l'effet rhizogène de *H. hiemale* en fonction des conditions de culture sont probablement dues à des modifications de son aptitude à synthétiser de l'AIA.

Les données actuelles concernant le mode d'action de l'auxine montrent, comme le soulignait déjà SLANKIS (1961), que la présence d'un excès d'AIA dans les mycorhizes peut affecter profondément leur physiologie et leur métabolisme de sorte que les mycorhizes ne doivent pas être considérées seulement comme le résultat de simples modifications morphologiques et structurales des racines non infectées mais aussi comme des structures reflétant un état physiologique particulier. En effet, outre son action rhizogène, l'AIA fongique pourrait provoquer une augmentation de l'apport et de l'excrétion au niveau des mycorhizes des produits de la photosynthèse et de composés susceptibles de favoriser la croissance du champignon. L'AIA libéré par le champignon pourrait de même perturber la mise en place des parois de l'hôte et provoquer une diminution de leur rigidité comparable à celle observée par DUDDRIDGE & READ (1984) au niveau du réseau de HARTIG de mycorhizes de pin. Cette diminution de rigidité des parois cellulaires de la plante hôte pourrait favoriser la pénétration des hyphes du réseau de HARTIG. L'AIA fongique exercerait ainsi un effet sensibilisateur sur les tissus racinaires en augmentant leur réceptivité à l'infection mycorhizienne. L'auxine libérée par le champignon dans la mycorhize pourrait enfin affecter le fonctionnement du génome de la plante hôte et induire notamment la synthèse de nouvelles protéines caractéristiques de l'état symbiotique.

L'ensemble de ces résultats montre que l'AIA pourrait être un des déterminants du pouvoir symbiotique des champignons ectomycorhiziens. Ils n'indiquent cependant pas que l'AIA est le seul composé responsable de l'effet mycorhizogène des champignons. D'autres métabolites secondaires d'origine fongique, parmi lesquels des hormones autres que l'AIA, pourraient aussi être déterminants, sinon nécessaires, pour la réalisation de certaines étapes de l'établissement de l'association symbiotique.

PRODUCTION DE CYTOKININES ET DE GIBBÉRELLINES PAR LES CHAMPIGNONS ECTOMYCORHIZIENS

GOGALA (1967) a signalé la présence de gibbérellines dans les milieux de culture et les fructifications de *Boletus edulis*, mais cette observation n'a jamais été vérifiée depuis. De même, MILLER (1971) a montré, en utilisant le test cal de soja, que le champignon ectomycorhizien *Rhizopogon roseolus* produit des cytokinines (trans-zéatine, trans-ribosyl zéatine, isopentyl-adénine) alors que 22 espèces d'hébélomes et 6 rhizopogons différents ne semblent pas en produire (CRAFT & MILLER, 1974). La production de cytokinines par les champignons ectomycorhiziens semble donc beaucoup moins fréquente que celle de l'AIA. En ce qui concerne leur rôle potentiel dans l'association ectomycorhizienne, on sait que les cytokinines, à des concentrations élevées, induisent des déviations morphologiques comparables à celles notées dans le cas des ectomycorhizes. Elles inhibent la croissance en longueur des racines et la formation des poils absorbants; elles stimulent par contre la formation des racines latérales. Dans

les ectomycorhizes, les cytokinines pourraient aussi provoquer une rupture du contact entre les cellules corticales adjacentes, ce qui favoriserait la pénétration des hyphes du réseau de HARTIG. Elles pourraient aussi jouer un rôle important en interagissant avec les auxines ou d'autres hormones.

RÔLE DE L'ÉTHYLÈNE DANS L'ASSOCIATION ECTOMYCORHIZIENNE

Certains champignons ectomycorhiziens sont capables de produire de l'éthylène lorsqu'ils sont cultivés en présence de méthionine (GRAHAM & LINDERMAN, 1981). L'effet morphogène de ce composé au niveau des systèmes racinaires de pins est comparable à celui de l'AIA. En effet, des systèmes racinaires de *Pinus radiata* traités par de l'acide chloroéthane sulfonique (qui libère de l'éthylène) forment des racines courtes, dichotomes, ressemblant à des ectomycorhizes (WILSON & FIELD, 1984). RUPP & MUDGE (1985) ont obtenu des résultats comparables en traitant des racines de *Pinus mugo* par de l'éthéphon qui libère aussi de l'éthylène. Un traitement par de l'ANA produit les mêmes symptômes alors que le thiosulfate d'argent (inhibiteur de l'action de l'éthylène) réduit de 35 % la réponse à l'auxine. Ceci indique, selon ces auteurs, que la production d'éthylène induite par l'ANA pourrait être responsable, au moins en partie, de la ramification dichotome consécutive à un traitement par cette auxine.

En ce qui concerne le rôle de l'éthylène dans l'établissement de l'association ectomycorhizienne, RUPP & MUDGE (1985) ont montré que la formation des mycorhizes de *Laccaria laccata* et de *Pisolithus tinctorius* s'accompagne d'une augmentation de la production d'éthylène alors qu'un apport d'éthéphon ou de thiosulfate d'argent n'affectent pas le taux de mycorhization de ces champignons. Ces auteurs en concluent que l'éthylène endogène de la plante peut affecter la formation des mycorhizes et être responsable des changements de morphologie des racines colonisées. Comme le suggéraient RUPP & MUDGE, la forte production d'éthylène notée lors de la formation des mycorhizes pourrait être une conséquence de la modification du métabolisme auxinique des racines colonisées. On sait en effet que de nombreuses modifications de la physiologie des systèmes racinaires consécutive à un traitement par l'AIA sont en fait induites par l'éthylène produit par la racine en réponse au traitement hormonal. C'est pourquoi la production et le rôle de l'AIA et de l'éthylène dans une mycorhize sont probablement liés.

DISCUSSION

Les phytohormones contrôlent presque tous les aspects de la croissance et du développement des plantes supérieures, particulièrement ceux dépendant de facteurs environnementaux. Les résultats présentés ici indiquent qu'elles sont aussi impliquées dans l'établissement de la symbiose ectomycorhizienne. Les connais-

sances actuelles concernant le mode d'action des auxines montrent que, outre son effet rhizogène, l'AIA fongique pourrait affecter profondément la physiologie des racines infectées. De plus, l'hyperauxinie des mycorhizes ainsi que la production par le champignon de cytokinines ou de gibbérellines induit probablement des modifications de la balance hormonale de la plante, susceptibles d'affecter la physiologie non seulement du système racinaire mais aussi de la partie aérienne. En effet, de nombreuses modifications de la physiologie de la plante caractéristiques de l'association ectomycorhizienne correspondent à des processus sous contrôle hormonal : pour qu'une amélioration de l'absorption minérale s'accompagne d'une augmentation de l'activité photosynthétique de la plante conduisant à un enrichissement en hydrates de carbone des exsudats racinaires (HARLEY & SMITH, 1983), il faut que différentes modifications métaboliques sous contrôle hormonal aient lieu simultanément. La question fondamentale est donc de savoir si une production, même faible, d'hormones par le champignon dans la mycorhize peut affecter la balance hormonale de la plante et être à l'origine de telles modifications. L'utilisation de mutants, soit incapables de produire des hormones, et notamment de l'AIA, soit surproducteurs, devrait permettre d'apporter des éléments de réponse à cette question.

BIBLIOGRAPHIE

CRAFT C.B. and MILLER C.O., 1974 — Detection and quantification of cytokinins produced by mycorrhizal fungi. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 54 : 586-588.

DEBAUD J.C. and GAY G., 1987 — *In vitro* fruiting under controlled conditions of the ectomycorrhizal fungus *Heleboma cylindrosporum* associated with *Pinus pinaster. New Phytol.* 105 : 429-435.

DUDDRIDGE J.M. and READ D.J., 1984 — Modification of the host-fungus interface in mycorrhizas synthesized between *Suillus bovinus* (Fr.) O. Kunz. and *Pinus sylvestris* L. *New Phytol.* 96 : 583-589.

EK M., LJUNGQUIST P.O. and STENSTRÖM E., 1983 — Indole-3-acetic acid production by mycorrhizal fungi determined by gas chromatography-mass spectrometry. *New Phytol.* 94 : 401-407.

GAY G., ROUILLON R. et BRUCHET G., 1982 — Rôle des substances libérées par les champignons dans l'association ectomycorhizienne. *In* : GIANINAZZI S., GIANINAZZI-PEARSON V. & TROUVELOT A., *Les mycorhizes partie intégrante de la plante.* Paris, INRA : 163-177.

GAY G., 1986 — Effect of glucose on indole-3-acetic acid production by the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma hiemale* in pure culture. *Physiol. Vég.* 24 : 185-192.

GAY G., 1987 — Influence d'un champignon ectomycorhizien, *Hebeloma hiemale*, et de l'AIA qu'il libère sur l'activité rhizogène de *Pinus halepensis;* étude de la production d'AIA par ce champignon. Thèse Doc. État, Univ. Lyon, 170 p.

GAY G. and DEBAUD J.C., 1987 — Genetic study on indole-3-acetic acid production by ectomycorrhizal *Hebeloma* species : inter- and intraspecific variability in homo- and dikaryotic mycelia. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 26 : 141-146.

GIANINAZZI S., GIANINAZZI-PEARSON V. et TROUVELOT A., 1982 — *Les mycorhizes partie intégrante de la plante.* Paris, INRA, 397 p.

GIANINAZZI-PEARSON V. et GIANINAZZI S., 1986 — *Aspects génétiques et physiologiques des mycorhizes.* Paris, INRA, 832 p.

GOGALA N., 1967 — Die Wuchsstoffe des Pilzes *Boletus edulis* var. *pinicolus* Vitt. und ihre Wirkung auf die keimenden Samme des Kiefer *Pinus sylvestris* L. *Biol. Vest.* 15 : 29-39.

GRAHAM J.H. and LINDERMAN R.C., 1981 — Effect of ethylene on root growth, ectomycorrhizal formation and *Fusarium* infection of Douglas fir. *Canad. J. Bot.* 59 : 149-155.

HARLEY J.L., 1969 — *The biology of mycorrhiza.* 2nd Ed. London, Leonard Hill, 234 p.

HARLEY J.L. and SMITH S.E., 1983 — *Mycorrhizal symbiosis.* London, Academic Press, 483 p.

HATCH A.B., 1937 — The physiological basis of mycotrophy in the genus *Pinus. Black Rock Forest Bull.* 6 : 1-168.

HORAK E., 1963 — Untersuchungen zur Wuchstoffsynthese der Mykorrhiza Pilze. *In* : RAWALD W. & LYR H., *Mykorrhiza.* Jena, Fischer Verlag : 147-163.

HORAK E., 1964 — Die Bildung von IES-Derivaten durch ectotrophe Mykorrhizapilze (*Phlegmacium* spp.) von *Picea* Karsten. *Phytopathol. Z.* 51 : 491-515.

Mc DOUGALL D.T. and DUFRENOY J., 1944 — Mycorrhizal symbiosis in *Aplectrum corallorhiza* and *Pinus. Pl. Physiol. (Lancaster)* 19 : 440-465.

MELIN E., 1963 — Some effects of forest tree roots on mycorrhizal Basidiomycetes. *In* : MOSSE B. & NUTMAN P.S., *Symbiotic associations.* Cambridge, Cambridge University Press : 124-145.

MILLER C.O., 1971 — Cytokinin production by mycorrhizal fungi. *In* : HACSKAYLO E., *Mycorrhizae.* (Proc. 1st NACOM). New York, USDA For. Serv. Publ. : 168-174.

MOSER M., 1959 — Beiträge zur Kentniss der Wuchsstoffbeziehungen im Bereich ektotropher Mykorrhizen. *Arch. Mikrobiol.* 34 : 251-269.

RITTER O., 1968 — Auxin relation between mycorrhizal fungi and their partner trees. *Acta Mycol.* 4 : 421-431.

ROUILLON R., GAY G., BERNILLON J., FAVRE-BONVIN J. and BRUCHET G., 1986 — Analysis by HPLC-mass spectrometry of the indole compounds released by the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma hiemale* in pure culture. *Canad. J. Bot.* 64 : 1893-1897.

RUPP L.A. & MUDGE K.W., 1985 — Ethephon and auxin induce mycorrhiza-like changes in the morphology of root organ cultures of mugo pine. *Physiol. Pl.* 64 : 316-323.

SLANKIS V., 1948 — Einfluss von Exudaten von *Boletus variegatus* auf die dikotomische Verzweigung isolierter Kiefernwurzeln. *Physiol. Pl.* 1 : 390-400.

SLANKIS V., 1949 — Wirkung von B-Indolessigsaüere auf die dikotomische Verzweigung isolierter Wurzeln von *Pinus sylvestris. Svensk. Bot. Tidskr.* 43 : 603-607.

SLANKIS V., 1950 — Effect of naphthalene acetic acid on dichotomous branching of isolated roots of *Pinus sylvestris. Physiol. Pl.* 3 : 40-44.

SLANKIS V., 1951 — Über den Einfluss von β-indolylessigsaüere und anderen Wuchsstoffen auf das Wachstum von Kiefernwurzeln. *Symb. Bot. Upsal.* 11 : 1-63.

SLANKIS V., 1961 — On the factors determining the establishment of ectotrophic mycorrhiza of forest trees. *Recent Advances Bot.* 9 : 1738-1742.

SLANKIS V., 1967 — Reneweved growth of ectotrophic mycorrhizae as indication of an unstable symbiotic relationship. *In Proc. 14th Congr. IUFRO* (Münich), part V, sect. 24 : 88-99.

SLANKIS V., 1973 — Hormonal relationship in ectomycorrhizae. *In* : MARKS G.C. & KOZLOWSKI T.T., *Ectomycorrhizae.* London, New York, Academic Press : 231-298.

STRZELCZYK E., SITEK J. and KOWALSKI S., 1977 — Synthesis of auxins from tryptophan and tryptophan precursors by fungi isolated from mycorrhizae of pine (*Pinus sylvestris* L.). *Acta Microbiol. Polon.* 26 : 255-264.

TOMASZEWSKI M. and WOJCIECHOWSKA B., 1975 — The role of growth regulators released by fungi in pine mycorrhizae. *In* : CARR D.J., *Plant growth substances.* Tokyo, Hirokawa Publ. Co. : 217-227.

ULRICH J., 1960 — Auxin production by ectomycorrhizal fungi. *Physiol. Pl.* 13 : 429-443.

WILSON E.R.L. and FIELD R.J., 1984 — Dichotomous branching in lateral roots of pine : the effect of 2-chloroethylsulfonic acid on seedlings of *Pinus radiata* D. Don. *New Phytol.* 98 : 465-473.